

Вестник ТвГУ, серия «Биология и экология», вып. 9, 2008

УДК 581.4

## ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ МОДУЛЬ – ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Ю.А. Бобров

Вятский государственный гуманитарный университет, Киров

*Обосновано введение нового уровня морфологического анализа побеговых систем растений. Проведён полный анализ побеговых систем двух видов сем. Ericaceae.*

С введением М.-F. Prévost [2] термина модуль (article) в руках морфологов появился удобный инструмент для анализа побеговых систем растений. Созданные впоследствии классификации, расширявшие трактовку термина, значительно развили заложенные автором аналитические возможности этой категории. В настоящее время наиболее разработанной является система Н.П. Савиных [1], предусматривающая возможность морфологического анализа сложных структур на трёх иерархически соподчинённых уровнях – на уровне элементарного метамера (первая категория – элементарный модуль), целостного побега с детерминированным ростом (вторая категория – универсальный модуль) и системы, придающей своеобразие жизненной форме (третья категория – основной модуль). На каждом из выделенных уровней существуют реальные структуры, анализ которых позволяет успешно сравнивать побеговые системы отдельных видов, определяя возможный ход эволюционного процесса и механизмы частных приспособлений к условиям среды. В то же время в данной системе остаётся неохваченным ещё один естественный уровень, важный для анализа структур как древесных, так и травянистых растений сезонного климата. Этим уровнем является уровень элементарного побега.

В настоящей работе рассмотрим возможность использования этой категории модулей при анализе побеговых систем двух видов из семейства Вересковые (Ericaceae), представляющих вторую (протосомную) линию эволюции жизненных форм данного таксона.

В качестве модельных объектов взяты следующие виды:

- 1) одноцветка одноцветковая (*Moneses uniflora* (L.) A. Gray); жизненная форма – многолетнее вечнозелёное протосомное растение; ареал вида циркумбореальный, особи в целом приурочены к лесным (преимущественно темнохвойным) фитоценозам;
- 2) подбельник обыкновенный (*Hypopitys monotropa* Crantz); жизненная форма – многолетнее бесхлорофилльное протосомное растение; ареал вида циркумбореальный; особи приурочены к лесным фитоценозам.

Материал для анализа преимущественно был собран на территории Кировской области в различные сезоны 2001 – 2008 гг. Также был использован гербарный материал ряда региональных и центральных гербариев, в том числе LE, MW, VLA. Всего проанализировано несколько десятков тысяч экземпляров.

Целостное растение особей этих видов представлено совокупностью двух частей – многолетней протосомной части, располагающейся в почве и выполняющей функции вегетативного размножения, субстрата для внедрения микосимбионта (следовательно, косвенно-минерального и органического питания) и банка инициальных почек побегов, и многолетней (у одноцветки) или однолетней (у

подъельника) побеговой части, выполняющей функции семенного размножения и воздушного питания (последнюю – только у одноцветки). Корневая часть всегда отсутствует.

Побеговые системы растений обоих видов обычно представлены одиночными почвенными и почвенно-воздушными побегами, причём основную часть побеговой системы составляют последние. У одноцветки иногда, а у подъельника обычно в побеговой системе присутствуют системы побегов, в редких случаях также с включением воздушных побегов. Все побеги независимо от места расположения их инициальных почек отмирают после цветения и плодоношения полностью; корневища в побеговых системах этих видов всегда отсутствуют.

Проанализируем побеговые системы модельных видов на выделенных нами четырёх уровнях – основном, универсальном, промежуточном и элементарном модулях.

Наиболее обычная структура на уровне основного модуля одноцветки – это парциальный побег, почвенно-воздушный олигоциклический монокарпический. После цветения побег постепенно отмирает с терминального конца (от ложнотерминального цветка). Побег формируется в течение 3 – 5 лет (иногда дольше, что связано с характером субстрата), а затем примерно столько же лет отмирает. В редких случаях на этом уровне формируется иной тип структуры – парциальный куст обычно двух порядков ветвления. Это происходит в случае отмирания апикальной меристемы материнского побега и активации пазушной почки его надземной части. При развитии дочернего побега оставшаяся часть материнского побега выше места возникновения дочернего отмирает. Развитие нового побега не отличается от типичного – после цветения и плодоношения он полностью отмирает.

У подъельника на уровне основного модуля также обычен парциальный побег, почвенно-воздушный моноциклический монокарпический. Его отмирание начинается, однако, с базального конца, а не с терминального и продолжается в течение нескольких недель. Чаше, чем у одноцветки, у подъельника формируются на этом уровне парциальные кусты, также обычно двух порядков ветвления. При этом формирование дочернего побега индуцируется гибелью апикальной меристемы материнского, но в отличие от одноцветки в рост трогается обычно пазушная почка подземной части побега. Парциальные кусты с участием воздушных побегов (т. е. когда инициальной почкой дочернего побега является почка надземной части материнского) встречаются так же редко, как и у одноцветки.

Таким образом, на уровне основного модуля наиболее обычной структурой для обоих видов является парциальный побег; очень редко у одноцветки и достаточно часто у подъельника на этом уровне присутствует иная структура – парциальный куст (обычно не более двух порядков ветвления). Формирование дочернего побега в кусте у одноцветки начинается из почек надземной, а у подъельника – подземной части материнского побега. В обоих случаях парциальный куст – монохазий, возникающий в ответ на травму апекса материнского побега.

На следующем уровне – универсального модуля – основная структура одноцветки – это почвенно-воздушный олигоциклический монокарпический побег. Он нарастает практически вертикально; подземная часть представлена максимально 1 – 3 метамерами. Число входящих в него элементарных побегов чётко не определено: в зависимости от скорости роста субстрата вверх могут формироваться от 2 – 3 до 10 – 12 таких побегов, обычно – 3 – 4. Последний элементарный побег в составе монокарпического – вегетативно-генеративный.

Кроме основного типа побега иногда присутствуют иные структуры: почвенные моноциклические побеги с неполным циклом развития, почвенно-воздушные побеги различной цикличности с неполным циклом развития, воздушные побеги различной цикличности с неполным циклом развития, воздушные монокарпические побеги различной цикличности. Все они являются вспомогательными факультативными

элементами побеговой системы, появляющимися только в результате травматических процессов.

У подбельника на этом уровне побег представлен почвенно-воздушным моноциклическим монокарпическим побегом. Побег нарастает практически вертикально; подземная часть такого побега значительно развита (особенно по сравнению с таковой у одноцветки) и представлена 10 – 20 метамерами.

Как и у одноцветки, в результате травматических процессов на этом уровне могут появляться и иные структуры: почвенные моноциклические побеги с неполным циклом развития, почвенно-воздушные моноциклические побеги с неполным циклом развития, воздушные моноциклические побеги с неполным циклом развития, воздушные моноциклические монокарпические побеги. В целом они отмечаются значительно чаще, чем эти же структуры у одноцветки.

Таким образом, основной структурой на уровне универсального модуля у модельных видов является почвенно-воздушный монокарпический побег олигоциклический (у одноцветки) или моноциклический (у подбельника). Кроме этого могут существовать ещё четыре типа побегов, в том числе один монокарпический. Они появляются как результат травмы апикальной меристемы материнского побега и чаще отмечаются у подбельника.

На уровне промежуточного модуля разнообразие структур у одноцветки значительное. Типичными являются следующие три типа побегов:

1) из инициальной почки протосомной части обычно формируется почвенно-воздушный вегетативный анизотропный элементарный побег; на нём расположены нефотосинтезирующие (в подземной части) и фотосинтезирующие (в надземной части) листья низовой формации и фотосинтезирующие листья срединной формации;

2) выше по побегу расположен один или несколько воздушных вегетативных изотропных элементарных побегов; в основании этих побегов находятся фотосинтезирующие листья низовой формации, а на верхушке – фотосинтезирующие листья срединной формации;

3) на верхушке монокарпического побега располагается воздушный вегетативно-генеративный изотропный элементарный побег; в его основании находятся фотосинтезирующие листья низовой формации, а на верхушке – несколько фотосинтезирующих листьев верховой формации, незначительно отличающихся от первых; в пазухе одного из таких листьев расположен одиночный цветок.

Кроме этих трёх отмечается и ещё один вариант базального элементарного побега – почвенный вегетативный анизотропный элементарный побег; он формируется в ряде случаев осенью, а терминальная почка его трогаётся в рост на следующую весну. На этом побеге располагаются только нефотосинтезирующие листья низовой формации.

У подбельника на уровне промежуточного модуля обычной структурой является почвенно-воздушный вегетативно-генеративный изотропный элементарный побег; на нём расположены только нефотосинтезирующие листья как низовой (в подземной и в основании надземной части), так и верховой формации. Внешне они практически не различимы. В пазухах листьев верховой формации находятся одиночные цветки. Ещё одной (достаточно редко встречающейся) структурой с законченным ростом является воздушный вегетативно-генеративный изотропный элементарный побег. Его структура не отличается от структуры надземной части описанного выше элементарного побега.

Таким образом, общей структуры у модельных видов на уровне промежуточного модуля выделить не представляется возможным. У одноцветки есть три основных и один дополнительный тип элементарных побегов, у подбельника – один основной и один дополнительный.

На уровне элементарного модуля разнообразие структур – элементарных метамеров – у одноцветки также велико. Всего можно выделить девять их типов:

- 1) плагиотропный метамер с удлинённым междоузлием и нефотосинтезирующим листом низовой формации;
- 2) ортотропный метамер с удлинённым междоузлием и нефотосинтезирующим листом низовой формации;
- 3) ортотропный метамер с удлинённым междоузлием и фотосинтезирующим листом срединной формации;
- 4) ортотропный метамер с укороченным междоузлием и фотосинтезирующим листом срединной формации;
- 5) ортотропный метамер с удлинённым междоузлием и фотосинтезирующим листом низовой формации;
- 6) ортотропный метамер с укороченным междоузлием и фотосинтезирующим листом низовой формации;
- 7) ортотропный метамер с удлинённым междоузлием и фотосинтезирующим листом верховой формации;
- 8) ортотропный метамер с удлинённым междоузлием, фотосинтезирующим листом верховой формации и одиночным цветком в его пазухе;
- 9) ортотропный метамер с укороченным междоузлием, фотосинтезирующим листом верховой формации и одиночным цветком в его пазухе.

На этом уровне у подбельника разнообразие структур значительно меньше:

- 1) ортотропный метамер с укороченным междоузлием и нефотосинтезирующим листом низовой формации;
- 2) ортотропный метамер с удлинённым междоузлием и нефотосинтезирующим листом низовой формации;
- 3) ортотропный метамер с удлинённым междоузлием, нефотосинтезирующим листом верховой формации и одиночным цветком в его пазухе;
- 4) ортотропный метамер с укороченным междоузлием, нефотосинтезирующим листом верховой формации и одиночным цветком в его пазухе.

Также возможно существование пятого типа – ортотропного метамера с удлинённым (укороченным) междоузлием и нефотосинтезирующим листом верховой формации. Однако в связи с трудностью дифференцировки этих двух типов листьев обнаружить такой тип метамера не представляется возможным.

Таким образом, единого типа структуры на этом уровне, как и на предыдущем, нет, основные отличия связаны с характером боковых органов. У одноцветки присутствуют девять типов элементарных метамеров против четырёх типов таких структур у подбельника.

Анализируя структуры, все выделенные на всех четырёх уровнях, нетрудно заметить, что на уровне основного модуля структура (как типичная, так и дополнительная) у обоих видов одинакова. Различия сводятся к месту возникновения дочернего побега при формировании монохазия. На уровне универсального модуля основная структура имеет только количественные различия; дополнительные структуры одинаковые, но различаются частота их встречаемости – у подбельника они отмечаются чаще. Некоторые отличия отмечены также в структуре – подземная часть этого побега у подбельника выражена сильнее.

Значительные отличия есть только на уровне двух последних модулей. На уровне промежуточного модуля у одноцветки отмечены четыре типа элементарных побегов, у подбельника – только два, причём второй встречается крайне редко. Ещё более разительны различия на уровне элементарного модуля: девять типов у одноцветки и четыре (пять) типов у подбельника.

Признавая в этой части семейства в качестве основной эволюционной линии путь преобразования структур от автотрофных растений к гетеротрофным, отмеченные явления можно объяснить следующим образом:

1) основной модуль как наиболее консервативная структура несёт черты того возрастного состояния предковой формы, которая закрепились в качестве основной в данной линии эволюции; более частая встречаемость монохазия у подбельника, по-видимому, связана с меньшей степенью апикального доминирования, что является адаптационным признаком, компенсирующим меньшую защищённость апексов побегов;

2) универсальный модуль отражает две основные черты данной эволюционной линии: во-первых, ускорение развития всей генеративной структуры, а следовательно, уменьшение цикличности побега; во-вторых, геофилизация базовой структуры (протосомной части), следствием которой явилось увеличение доли подземной части побега;

3) промежуточный модуль показывает, что в отсутствие воздушного питания происходит уменьшение разнообразия элементарных побегов – выпадение всех фотосинтезирующих побегов;

4) элементарный модуль также показывает наметившуюся тенденцию к унификации структур: единственный тип элементарного побега, который сохранился у подбельника, составлен практически одинаковыми элементарными побегами; даже для боковых структур характерна тенденция к однообразию – листья низовой и верховой формации практически неотличимы.

Таким образом, использование представления о модульной организации побегового тела растения и системы иерархически соподчинённых модулей позволяет успешно анализировать побеговые системы и выдвигать аргументированные предположения о направлениях и способах эволюционных преобразований морфологических структур разного ранга.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1) Савиных Н.П. Модули у растений // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 95 – 96.
- 2) Prévost M.F. Architecture de quelques Apocynacees ligneuses // Mem. Soc. Bot. Fr. 1967. V. 114. P. 24 – 36.

#### INTERMEDIATE MODULE – AUXILIARY LEVEL OF MORPHOLOGICAL ANALYSIS

**Yu.A. Bobrov**

Vyatka State University of Humanities, Kirov

*In the article putting into morphology new level of shoot's systems' morphological analysis of plants is substantiated. Full analysis of shoot systems of two species from family Ericaceae is made.*